

El modelo depredador-presa de Lotka-Volterra *en las especies de lince canadiense y liebres raqueta de nieve*

Rengifo Castro, Juan David
jdrengifoc@eafit.edu.co

Arango Restrepo, Isabella
iarangor1@eafit.edu.co

Gómez Piedrahita, Mariana
mgomezp10@eafit.edu.co

20 de noviembre de 2019

1. Resumen

En este trabajo se abordará el estudio de sistemas dinámicos que describen la interacción de dos especies que coexisten en un espacio común. En particular, se considerará la relación depredador-presa en un caso de la vida real, la evolución poblacional de los linces canadienses y liebres raqueta de nieve en Canadá entre 1900 y 1935. Se hará uso del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra clásico y con saturación de presas para modelar el sistema del cual provienen los datos suministrados por *Hudson Bay Company*. Cabe resaltar que toda la implementación y análisis desde la óptica de los sistemas dinámicos se realizará en MATLAB y Simulink. No hay que olvidar que lo anterior, se hace con el objetivo de entender las interacciones entre ambas especies y determinar si estos modelos están en la capacidad de representar el sistema de manera adecuada.

1.1. Palabras clave:

Modelo Lotka-Volterra, linces, liebres, presa, depredador, sistemas dinámicos.

2. Abstract

This work will cover the study of dynamic systems that describes the interaction of two species that coexist in a common space. The predator-prey relationship in particular will be considered in a real life case, the population evolution of Canadian lynxes and snowshoe hares in Canada between 1900 and 1935. The classic Lotka-Volterra predator-prey model will be used and with prey saturation to model the system from which the data provided by the *Hudson Bay Company* came. It should be noted that all the implementation and analysis from the perspective of dynamic systems will be carried out in MATLAB and Simulink. It is important to highlight that what is mentioned above, will help us to understand the interactions between both species and determine if these models are capable of adequately representing the system.

2.1. Keywords:

Lotka-Volterra model, lynx, hare, prey, predator, dynamic systems.

3. Introducción

Las relaciones presa-depredador son cambiantes, es bien sabido que los depredadores influyen en el número de sus presas. Sin embargo, de la misma manera, las presas afectan la cantidad de depredadores, pues

cuando escasean, estos últimos suelen disminuir su reproducción o incluso, pueden morir de hambre. Este tipo de interacciones suele conducir a patrones poblacionales cíclicos. Por ejemplo, si se parte de un escenario de pocos depredadores y abundancia de presas, estas últimas aumentarán si se tiene comida y espacio suficiente. Gracias a esto, la cantidad de depredadores incrementará de manera similar hasta el momento en el que sean suficientes para reducir el número de presas, lo cual eventualmente disminuirá el número de depredadores. Es importante tener en cuenta que mientras la población de depredadores y presas no sea cero, este ciclo puede repetirse indefinidamente (Ogancian, 2017).

En aras de entender mejor este tipo de relaciones se han definido modelos matemáticos bajo el enfoque de sistemas dinámicos. Por definición estos simplifican la realidad y realizan supuestos que facilitan el análisis del sistema. No obstante, no se debe simplificar en exceso, pues los resultados no tendrán validez. Es objetivo de este trabajo evaluar el desempeño del modelo Lotka-Volterra tradicional y su variación con saturación de presas, para determinar si son simplificaciones adecuadas de la realidad o si por el contrario, es necesario considerar otras variables a la hora de modelar la población de liebres y lince. Para lo anterior se tomarán en cuenta los datos recopilados por la Hudson Bay Company entre 1900 y 1935.

La Hudson Bay Company es una de las empresas más antiguas de Canadá. Fundada por la monarquía inglesa, se dedicó en gran parte al comercio de pieles desde el siglo XVII hasta el XIX. En particular, comerciaban pieles de lince canadiense y liebre raqueta de nieve. Los tramperos de la compañía llevaban el registro del número de presas que cazaban y ha sido usado en el ámbito académico como una aproximación del comportamiento poblacional de estas especies. Por ejemplo, (Elton and Nicholson, 1942) determinaron que el ciclo poblacional de los lince rondaba los 10 años.

Por su parte, el lince de Canadá es una especie de mamífero carnívoro, una de las dos especies de lince que habitan en América del Norte. Su dieta se compone principalmente de liebres, en efecto en muchas áreas representa el 97 % de los alimentos que consumen (Fernández, 2012). Es por esto que el caso de aplicación seleccionado resulta adecuado, pues a diferencia de otros animales, no hay muchas especies adicionales que intervengan en el sistema. Cabe resaltar, que la población del lince canadiense ha sido reducida en varios lugares debido a la caza para conseguir su pelaje o por destrucción de su hábitat, algo que como se verá más adelante, motivó la recolección de los datos por parte de la Hudson Bay Company.

Evaluar la validez de un modelo teórico en el marco pragmático resulta de gran importancia, pues los modelos depredador-presa sirven como insumo para la implementación de políticas que busquen intervenir en un ecosistema. Una mala política puede concluir en un desastre ambiental, como lo fue la erradicación de lobos y pumas en el Parque Nacional de Yellowstone en 1926. Por el contrario, una decisión adecuada, puede restaurar el funcionamiento de un ecosistema, por ejemplo, la reintroducción de los lobos en 1995 y 1996, también conocida como el experimento ecológico más celebrado de la historia (Boyce, 2018).

4. Estado del arte

Las ciencias biológicas durante las dos últimas décadas han aplicado modelación matemática a varios problemas como procesos ecológicos, interacciones entre poblaciones, entre otros. Además, ha permitido entre muchas cosas, entender y predecir fenómenos naturales, así como “ha probado con éxito el hecho de comprender y descubrir los procesos subyacentes y causas en la naturaleza a partir de sus relaciones y partes observables” (Ogancian, 2017).

Una de las ramas de la ecología es la dinámica de poblaciones. Esta se encarga de estudiar cambios en dimensiones físicas, edades y sexo, tamaño, entre otras, que se presentan en las poblaciones biológicas, como también los mecanismos y factores que producen estos cambios. Dada la importancia de la temática, esta ha sido tema de estudio e investigación para diferentes matemáticos a través de la historia (Rodríguez Prieto, 2012). Thomas Robert Malthus (1766-1834) planteó un modelo unidimensional sobre la población humana, en su obra “*An Essay on the Principle of Population as It Affects the Future Improvements of Society*”(Malthus, 1809) intentó mostrar que “el crecimiento de la población humana sería más rápido que la producción de sustento y que no se alcanzaba esta situación debido a otros factores que frenaban el

crecimiento natural de los humanos”(Oganician, 2017). Después de que el modelo unidimensional presentado por Malthus resultará ser uno de los más sencillos, dado que solo consideraba nacimientos y muertes, el biólogo y matemático P.F. Verhulst logro mejorar el modelo de Malthus presentando el modelo logístico, en donde se tenía en cuenta la interacción de los individuos mediante una probabilidad de encuentro entre estos (García Montoya et al., 2019).

En el siglo XXI los matemáticos Vittora Volterra y Alfred Lotka definieron de manera independiente el sistema depredador-presa (Rodríguez Prieto, 2012). Con su modelo se logra describir un caso especial de la relación entre dos especies, cuando se comparte un recurso en común. A su vez, permitió reconocer que este tipo de relaciones entre presas y depredadores presentan un comportamiento oscilatorio, periódico y con desfase constante a través del tiempo (Oganician, 2017).

El modelo de Lotka-Volterra ha permitido dar solución a diversas situaciones de la vida real. Uno de los casos de aplicación más conocidos es el estudio realizado por Charles Sutherland Elton y Mary Nicholson (Charles J. Krebs, 2001). Este se da como consecuencia de las periódicas épocas de escasez de alimento por las que pasaban los trabajadores de la Hudson's Bay Company. La mayoría de estos eran indios locales, quienes se veían impedidos para cazar los lince requeridos por la empresa debido a la extrema hambruna en la que se veían sometidos cuando las liebres escaseaban. Con el paso del tiempo, se percataron de que este acontecimiento se repetía aproximadamente cada 10 años y simultáneamente la cantidad de lince también se reducía, por lo que comenzaron a sospechar que existía una relación entre ambas poblaciones. Todo esto llevo a la necesidad de observar los registros que llevaba la compañía sobre la venta de pieles desde 1845 hasta 1935, además de analizar los cuerpos de los lince muertos con el propósito de conocer si las liebres eran su mayor fuente de alimento y así poder establecer una de las posibles razones sobre los descensos y aumentos sincronizados en el número de ambas especies.

5. Metodología

5.1. Descripción del sistema

Como se mencionó anteriormente, el modelo de Lotka-Volterra permite establecer una relación entre las interacciones de presas y depredadores bajo diferentes supuestos (Álex Sáez, 2015). En esta ocasión se usarán los registros de ventas de pieles de lince y liebres de la Hudson's Bay Company para representar los valores poblacionales de ambas especies. Las series temporales de estos registros pueden observarse en la Figura 1, donde se evidencian oscilaciones en la población de ambas especies a través del tiempo. Cabe resaltar, que los valores de estos registros se encuentran en (MacLulich, 1937), sin embargo, es necesario advertir que estos datos son producto de la composición de series de tiempo, por lo que se sugiere no analizarlos en su totalidad sino de manera fragmentada.

Lo anterior, aunado a factores externos no considerados, tales como la caza, el alimento de las liebres, enfermedades y choques, pueden explicar la variación del periodo, desfase y amplitud de las oscilaciones de los registros a través del tiempo. Con el objetivo de minimizar los efectos negativos que esto puede presentar en el análisis, solo se considerará la serie entre 1900 y 1935, pues en este periodo, la serie tiene menos variabilidad en su amplitud.

Por su parte, el movimiento oscilatorio de la aproximación poblacional considerada, puede ser explicado por el fenómeno que se presenta a continuación. Entre las diversas investigaciones realizadas a lo largo de la historia, se tuvieron como supuestos simplistas y poco realistas, que las liebres raqueta de nieve poseen infinito alimento y que los lince y las liebres son las únicas que interactúan entre sí, por lo tanto, los cambios en su población deberían ser consecuencia únicamente de la interacción entre estas. Por ejemplo, a mayor cantidad de liebres, los depredadores dispondrán de más alimento y de este modo podrá crecer su población. Sin embargo, si los depredadores crecen, las liebres decaerán en número y por lo tanto, los lince también.

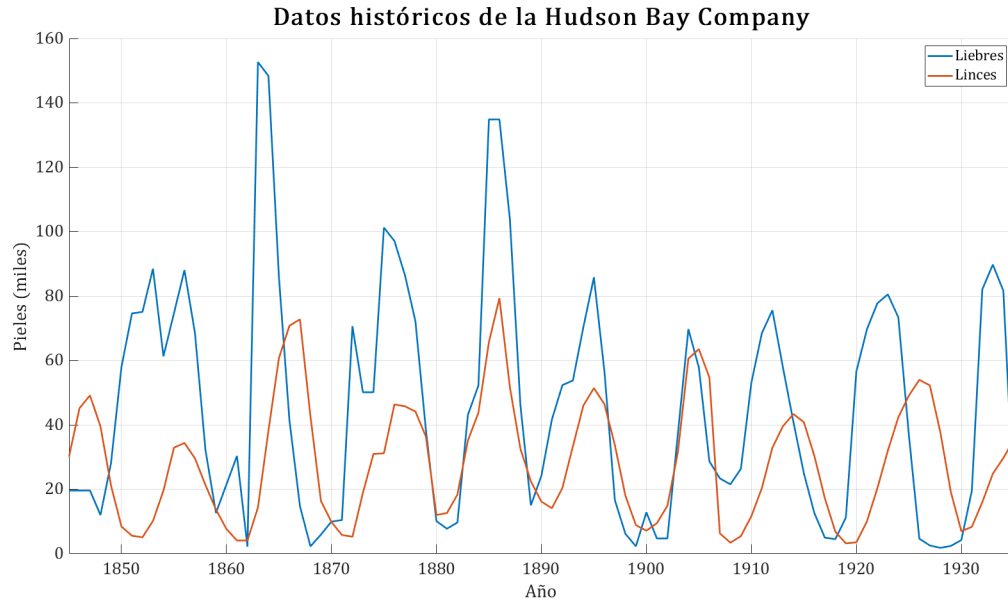


Figura 1: Registros de la Hudson Bay Company

5.2. Descripción del modelo matemático

Sea $x(t)$ y $y(t)$ las población de presa y depredador en el tiempo t . El modelo Lotka-Volterra asume que la presa tiene una evolución maltusiana o exponencial, esto es, si no existe depredador, la población de la presa evoluciona según la tasa de crecimiento a de la especie. Por lo cual, el término bxy en la siguiente ecuación no sería considerado. En caso contrario, con un depredador, se genera la disminución de la tasa de crecimiento de la presa en proporción directa al número de encuentros, y al factor b de eficiencia de la caza; suponiendo que el número de encuentros es proporcional al producto de las poblaciones.

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, (a, b > 0) \quad (1)$$

Considerando ahora al depredador, si no existe presa, el depredador llega a extinguirse por falta de alimento en proporción a su población y así, el término dxy en la ecuación posterior tendría un valor de cero. En caso de que se de la existencia de la presa, este tendría un valor diferente y por lo tanto, debe considerarse:

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy, \text{ con } c, d > 0. \quad (2)$$

En conclusión, el modelo Lotka-Volterra queda definido por las ecuaciones (1) y (2). Con las siguientes condiciones iniciales $\{x(t_0), y(t_0)\} = \{x_o, y_o\}$. Gracias a Isaza delgado (2006), sabemos que los parámetros tienen el siguiente significado :

- a : Tasa natural de crecimiento de la presa en ausencia del depredador.
- b : Efecto de la depredación sobre la presa.
- c : Tasa natural de muerte del depredador en ausencia de la presa.
- d : Eficiencia y tasa de propagación del depredador en presencia de la presa.

5.3. Diagrama de bloques

A continuación, se presenta en la Figura 2 el diagrama de bloques asociado al modelo Lotka-Volterra implementado en Simulink.

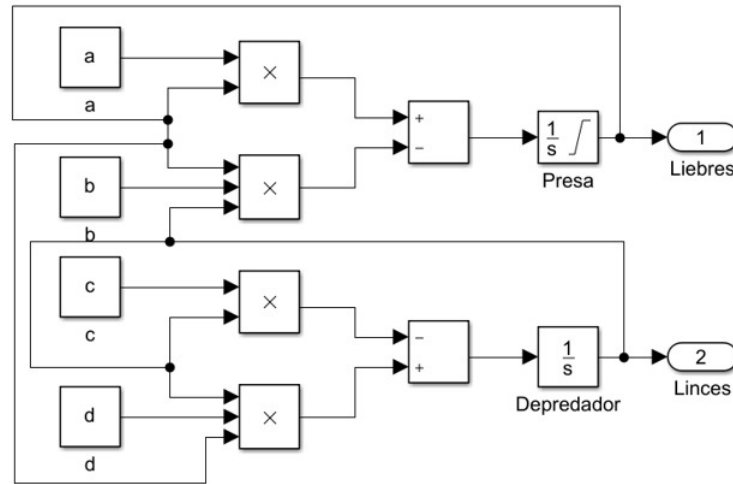


Figura 2: Modelo de bloques en simulink

5.4. Métodos de simulación, identificación y análisis

Para este trabajo se tomaron en cuenta los datos recolectados anteriormente mencionados entre los años 1900 y 1935. Sin embargo la muestra se dividió en dos. Para la estimación de los parámetros del modelo Volterra-Lotka se tomó como horizonte de tiempo aproximadamente el 70% de los datos, es decir desde 1900 hasta 1925, los cuales por cuestiones de simplicidad, son representados en nuestro trabajo como el segundo 0 y 25 respectivamente. Cabe resaltar, que en secciones posteriores se validará el modelo con el 30% de los datos restantes. Por su parte, el solver seleccionado para realizar la simulación fue ode1 (Euler) de tipo Fixed-Step, con un tamaño de paso de 0.01.

No hay que olvidar que para el análisis de sensibilidad se empleó el método de correlación con todos los tipos disponibles en el software, es decir, Ranked, Kendall y Linear. Por otro lado, en la estimación de los parámetros, se utilizó la suma de los errores al cuadrado (SSE por sus siglas en inglés) como el costo de la función objetivo a minimizar. Finalmente, para la validación del modelo se consideró el coeficiente de regresión lineal R^2 , calculado por medio de la comparación entre los datos históricos y los simulados después de obtener los valores óptimos para cada uno de los parámetros.

6. Resultados

6.1. Identificación de parámetros y Análisis de sensibilidad

Para la identificación de los parámetros se partió de la elección arbitraria de un conjunto de parámetros para el modelo, entendiendo que a y c deben ser mayores que b y d . Los parámetros escogidos fueron los siguientes: $\{a, b, c, d\} = \{0.5, 0.03, 0.7, 0.05\}$. Además, se definieron como condiciones iniciales para las variables de estado $\{x_0, y_0\} = \{12.82, 7.13\}$. Posterior a esto, se creó un experimento donde se ingresaron el 70% de los datos experimentales, los parámetros y las condiciones iniciales del modelo. De esta manera, el software logró cambiar las condiciones iniciales para lograr un mejor ajuste a la hora de estimar los parámetros. En la Figura 3 se pueden observar los resultados del experimento anterior.

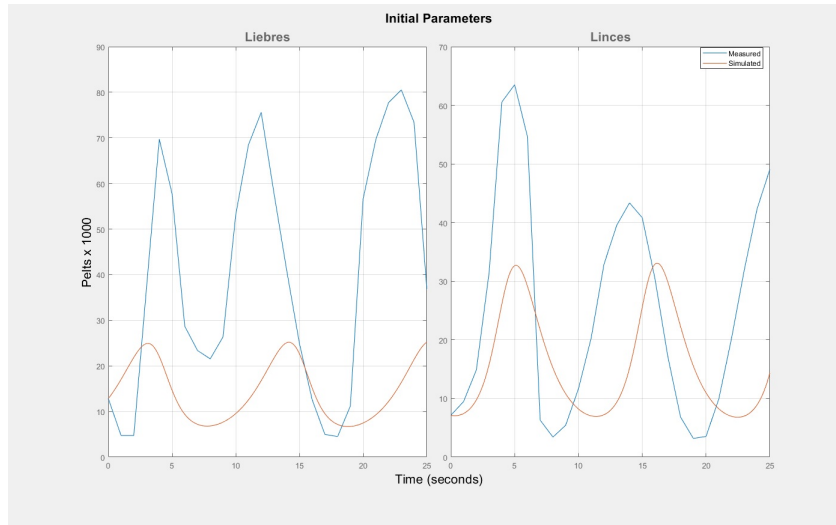


Figura 3: Gráficas de las poblaciones experimentales y simuladas en el tiempo con los parámetros iniciales

Se procedió al análisis de sensibilidad donde se generaron 50 combinaciones de valores aleatorios a partir de una distribución uniforme continua. Luego, se evaluó el modelo y se pudo observar que el mínimo error total fue de 7.6987. En el cuadro 1 se pueden observar los parámetros obtenidos:

a	b	c	d
0.5284	0.0304	0.9192	0.0296

Cuadro 1: Parámetros

Adicionalmente, se obtuvo la Figura 4, la cual además de verificar de manera visual que los valores de los parámetros anteriores minimizan el error, se puede observar que los errores para la población de las liebres son menores que para los linces, pues los primeros van de 3 a 12 mientras que los últimos se encuentran en el rango de 4 a 16.

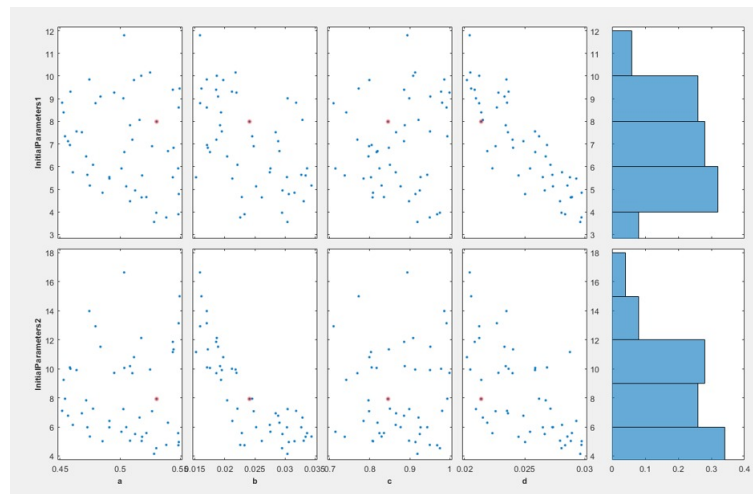


Figura 4: Errores de la muestra aleatoria

Por su parte, la Figura 5 evidencia que los parámetros b y d son los que tienen un mayor efecto sobre las variables de estado, y por tanto, en futuros estudios que apliquen control de sistemas dinámicos, estos serán los parámetros que deberán ser controlados para disminuir la variabilidad de los resultados. Por el contrario,

los parámetros a y c mostraron ser de poca influencia relativa en el modelo.

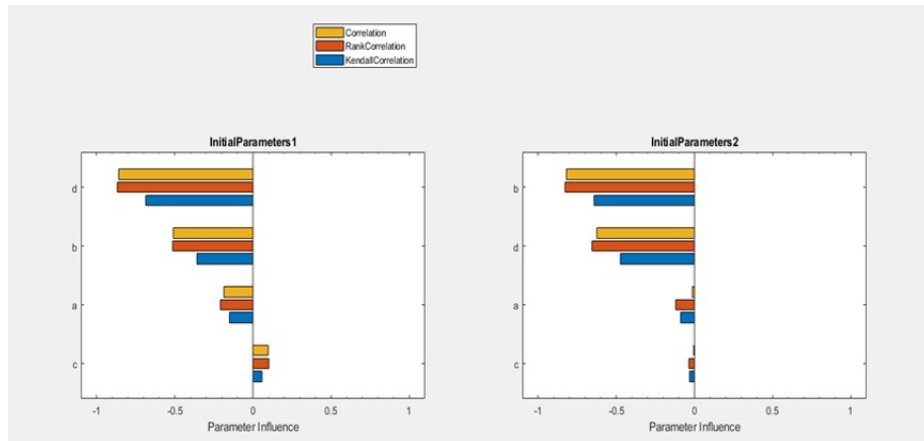


Figura 5: Influencia de los parámetros

Una vez culminado el análisis de sensibilidad, donde se pudieron identificar los parámetros óptimos de la muestra generada de manera aleatoria, se reemplazaron en el experimento original y se graficaron las variables de estado respecto al tiempo como se evidencia en la siguiente Figura 6. Claramente se puede observar como la salida del modelo para el conjunto de parámetros y condiciones iniciales tiene un pésimo ajuste, es decir, hay un alto grado de error en la descripción del sistema que arroja el modelo.

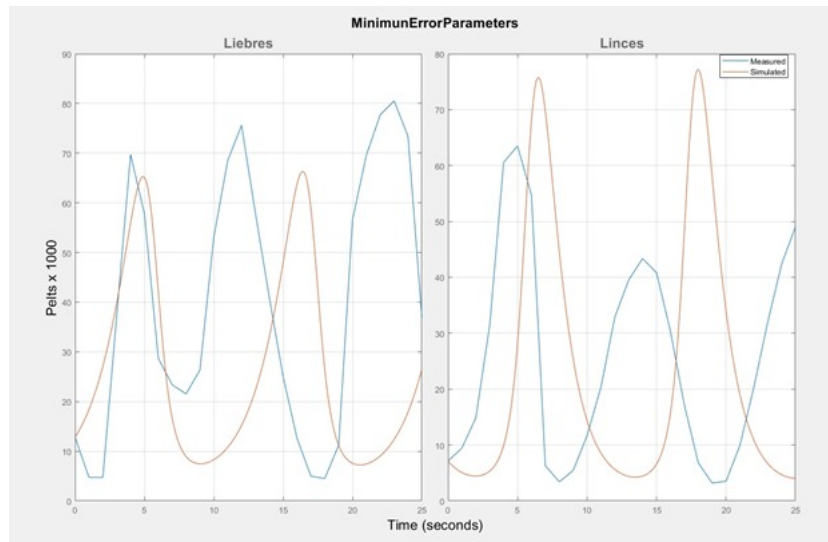


Figura 6: Gráficas de las poblaciones experimentales y simuladas en el tiempo con los parámetros óptimos de la muestra aleatoria.

Luego, se estimaron los parámetros que minimizan la suma de errores cuadrados totales y se documentaron las iteraciones en la Figura 7, donde se permitió que el software realizara cambios en las condiciones iniciales para maximizar el ajuste, pues al momento de dejar las condiciones iniciales fijas, las salidas del modelo no lograron ajustarse de manera satisfactoria.

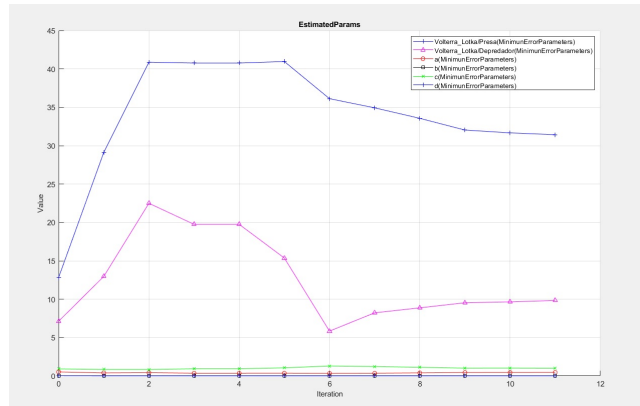


Figura 7: Influencia de los parámetros

Una vez culminó este procedimiento se obtuvieron los parámetros y condiciones iniciales (indicados en los cuadros 2 y 3 respectivamente) que minimizan el error total (con un valor de 2.1471) y dan como producto en el modelo la Figura 8 que se muestran a continuación. Nótese que el ajuste del modelo mejoró considerablemente respecto a los resultados anteriores, sin embargo, no se logra capturar la variación de la amplitud de las oscilaciones de los valores poblacionales, posiblemente a causa de los supuestos del modelo.

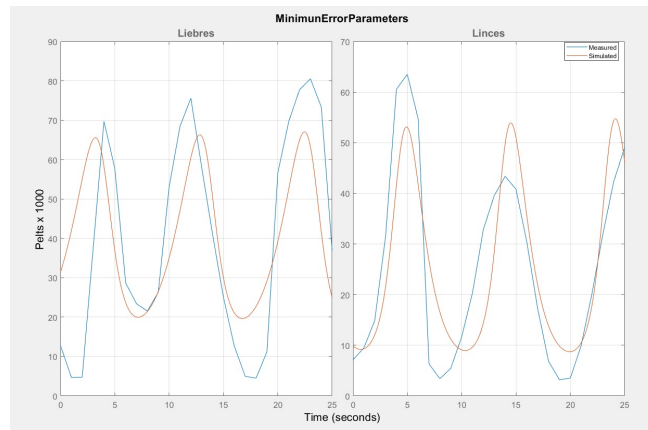


Figura 8: Gráficas de las poblaciones experimentales y simuladas en el tiempo con los parámetros óptimos.

a	b	c	d
0.4698	0.0188	0.9978	0.0259

Cuadro 2: Parámetros óptimos obtenidos.

Liebres	Linces
31.2788	9.9143

Cuadro 3: Condiciones iniciales óptimas obtenidas.

6.2. Validación del modelo

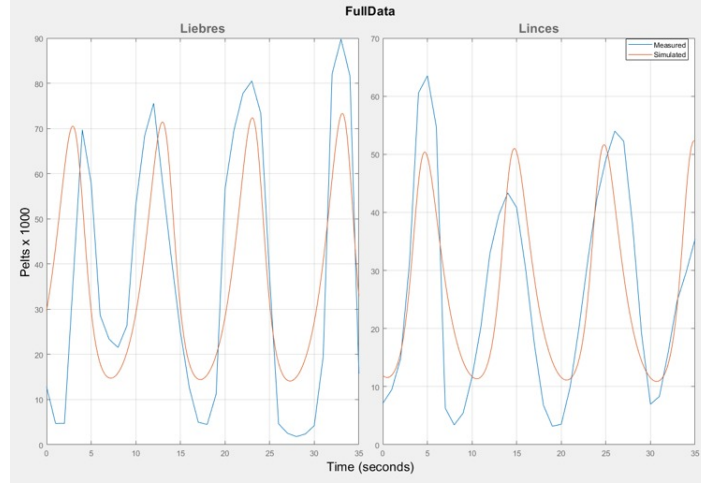


Figura 9: Gráficas teóricas y simuladas de cada población desde 1900 hasta 1935 con los parámetros óptimos.

Conociendo los valores óptimos para cada uno de los parámetros y las condiciones iniciales, se compararon los datos históricos de liebres y lince con respecto a los datos simulados de manera gráfica en la Figura 9. Se consideró el periodo de tiempo entre 1900 y 1935, es decir, teniendo en cuenta el último 30% de los datos. Para esto se realizó el siguiente procedimiento para cada una de las especies. Primero se calcularon los residuales del modelo como la diferencia entre el valor observado (o experimental) y el valor simulado.

$$res = p^{exp} - p^{mod}$$

Luego, se obtuvo la suma de errores cuadrados (SSE), la desviación y el SST respectivamente con las fórmulas que se muestran a continuación:

$$SSE = \sum_{i=1}^n res_i^2$$

$$desv_i = p_i^{exp} - mean(p^{exp}), \text{ para } i = 1, \dots, n$$

$$SST = \sum_{i=1}^n desv_i^2$$

Finalmente, conociendo todos los valores anteriores, se calculó el coeficiente de regresión lineal R^2 , para evaluar el ajuste de las salidas del modelo a los datos.

$$R^2 = 1 - \frac{SSE}{SST} \quad (3)$$

Usando la formula 3, se logró obtener un R^2 de 0.4061 para la población de las liebres y 0.4754 para los lince, valores muy bajos que indican que el modelo no es una adecuada representación de la realidad, y en consecuencia, otros factores deben ser considerados.

6.3. Otros análisis y resultados

6.3.1. Puntos de equilibrio

Se calcularon los puntos de equilibrio mediante un análisis algebraico, donde se buscaba que las derivadas de ambas variables de estado sean iguales a cero.

$$(X_e, Y_e)_1 = (0, 0), (X_e, Y_e)_2 = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$$

Luego, para realizar el análisis de estabilidad de estos puntos se halló el jacobiano respecto a los estados del modelo.

$$J(X, Y) = \begin{bmatrix} a - by & -bx \\ ady & -c + dx \end{bmatrix}$$

$$|J(X, Y) - \lambda I| = \begin{bmatrix} a - by - \lambda & -bx \\ ady & -c + dx - \lambda \end{bmatrix}$$

Posteriormente se calcularon los valores propios de manera simbólica.

$$\lambda_1 = \frac{a - c \pm \sqrt{(c - a)^2 + 4ac}}{2} = a, -c$$

Para el punto de equilibrio $(X_e, Y_e)_1$,

$$|J(X, Y) - \lambda I| = \lambda^2 + (a + c - a - c)\lambda + (ac - ac + ac) = \lambda^2 + ac$$

$$\lambda_1 = \pm i\sqrt{ac}$$

Teniendo en cuenta los valores propios podemos concluir que $(X_e, Y_e)_1$ es un punto de equilibrio inestable pues $\lambda_1 = a > 0$. Por su parte, como la parte real de $(X_e, Y_e)_2$ es igual a cero no se puede concluir la estabilidad del mismo, no obstante, la literatura llama al mismo como estructuralmente inestable.

6.3.2. Modelo depredador-presa con saturación de presas

El modelo Lotka-Volterra a pesar de su gran relevancia histórica y útiles resultados, tiene desventajas por los supuestos poco realistas que emplea. Es por esto que se han desarrollado diversos modelos más fidedignos a la realidad para describir la relación presa-depredador. En este estudio se tuvo en cuenta el modelo Lotka-Volterra con saturación de presas presentado en las ecuaciones 4 y 5. Este modelo limita la población de la presa a una población máxima K, es decir, la presa tiene un crecimiento logístico.

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{k}\right) - axy \quad (4)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy \quad (5)$$

Sin embargo, al realizar el procedimiento enunciado en secciones anteriores para este modelo, se observaron resultados similares. Por lo tanto, bajo el criterio de la parsimonia, resulta más útil para este caso representar el sistema con el modelo Lotka-Volterra, pues otorga los mismos resultados y tiene una estructura más simple.

7. Conclusiones

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos, se observa que el modelo Lotka-Volterra, aunque logra mostrar un aproximado de la realidad, no se ajusta apropiadamente a los datos históricos, lo cual se ve reflejado en la medida de bondad de ajuste empleada. La principal causa que evitó que el modelo se ajustara a la realidad fue que los datos experimentales presentan un comportamiento oscilatorio con amplitud, periodo y desfase variable (probablemente a causa de factores externos no considerados), mientras que los modelos estudiados asumen estas características constantes, pues sólo analizan la interacción entre las dos especies. Por lo tanto, se sugiere como trabajo futuro, estudiar otras variables determinantes en la dinámica poblacional de las especies consideradas, tales como, la caza, enfermedades, alimento de las presas, refugio de las presas. Es posible que esto genere una mejor aproximación de la realidad y en consecuencia, un modelo útil para la toma de decisiones. Además se podrían analizar modelos depredador-presa estructurados, los cuales a pesar de ser considerablemente más complejos, tienen supuestos más realistas.

Referencias

- M. S. Boyce. Wolves for yellowstone: dynamics in time and space. *Journal of Mammalogy*, 99(5):1021–1031, 2018.
- S. B. A. S. Charles J. Krebs, Rudy Boonstra. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *OXFORD ACADEMIC*, 51(1):25–35, 2001.
- C. Elton and M. Nicholson. The ten-year cycle in numbers of the lynx in canada. *Journal of Animal Ecology*, 11:215–244, 1942.
- R. y. o. Fernández. Lince canadiense. <http://www.lincedia.com/lince-canadiense/>, 2012.
- M. García Montoya et al. Ecología matemática. 2019.
- D. Isaza delgado, José Fernando y Campos Romero. *Ecología: una mirada desde los sistemas dinámicos*. Javegraf, 2006. ISBN 9586838528.
- D. A. MacLulich. *Fluctuations in the numbers of varying hare (Lepus americanus)*. University of Toronto studies: Biological series. The University of Toronto press, 1937.
- T. R. Malthus. *An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society*, volume 2. 1809.
- J. A. Oganician. Modelo depredador-presa de lotka-volterra. <https://riull.ull.es/xmlui/bitstream/handle/915/6217/Modelo%20depredador-presa%20de%20Volterra-Lotka.pdf?sequence=1&isAllowed=y>, 2017.
- M. Rodríguez Prieto. Modelo depredador-presa: efectos indirectos. 2012.
- Álex Sáez. Ecuaciones de lotka-volterra: modelo presa depredador. <https://pybonacci.org/2015/01/05/ecuaciones-de-lotka-volterra-modelo-presa-depredador/>, 2015.